

MARIA GRZYBKOWSKA

Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców

Uniwersytet Łódzki

Banacha 12/16, 90-237 Łódź

e-mail: mariagrz@biol.uni.lodz.pl

PARADOKSY W HYDROBIOLOGII

Paradoks – twierdzenie niezgodne z powszechnie przyjętym mniemaniem; rozumowanie, którego elementy są pozornie oczywiste, ale skutek zawartego w nim błędu logicznego lub nieostrości wyrażenia prowadzące do wniosków sprzecznych z sobą lub z uprzednio

przyjętymi założeniami. Również przez literaturę limnologiczną przewijają się zjawiska, które zostały zakwalifikowane do paradoksów. Należą do nich: paradoks dryfu, paradoks planktonu oraz paradoks Allena.

PARADOKS DRYFU

Dryf w rzekach jest to unoszenie bezkręgowców bentosowych z prądem wody, chociaż czasem do dryfu zalicza się transportowanie innych organizmów w dół rzeki, takich jak fito- czy zooplankton. W praktyce jednak mówiąc o dryfie ma się zwykle na myśli migrację bezkręgowców z osadów dennych, zwłaszcza owadów i skorupiaków, natomiast sam zespół tych organizmów nazywa się fauną unoszoną (organizmy unoszone). Paradoksalnie w faunie unoszonej dominują dobrzy pływacy, z wykształconymi odnóżami, często o różnorodnych morfologicznych przystosowaniach, mających zapobiegać porwaniu przez prąd wody. Najliczniejszymi organizmami migrującymi w toni wodnej są jętki, zwłaszcza z rodzaju *Baetis*, oraz niektóre chruściki, ważki, widelnice, muchówki (zwłaszcza meszki i ochotki), a ze skorupiaków – kielże.

Pionierskie badania nad dryfem miały miejsce pod koniec lat 30. ubiegłego wieku, ale początkowo nie wywołały one szerszego zainteresowania wśród hydrobiologów, ze względu na, jak wtedy przypuszczano, przypadkowy charakter tego zjawiska. Dopiero badania w la-

tach 60. i 70. MÜLLERA (1954, 1973), WATERSA (1965, 1972) i ELLIOTTA (1967, 1970) spowodowały, że wyróżniono kilka przyczyn migracji, które wskazywały na określone reakcje bezkręgowców w stosunku do wybranych czynników abiotycznych, a te i późniejsze eksperymenty z zakresu biotycznych oddziaływań znacznie rozszerzyły listę czynników wskazując na ogromną złożoność tego zjawiska (BRITTAİN i EIKELAND 1988, ALLAN 1998).

Obok, w zasadzie oczywistych, czynników wskazujących na wzrost tendencji do dryfowania jak zmiana szybkości prądu (przepływu) czy niekorzystnej zmiany parametrów fizycznych i chemicznych wody (czynniki te w przypadku osiągnięcia skrajnych wartości mogą powodować dryf katastroficzny (ang. catastrophic drift) pojawiła się też kategoria – dryf stały (ang. constant drift) dla grupy tych zwierząt, które z niewiadomych powodów (przypadkowo?) znalazły się w toni wodnej. Zdefiniowano także dryf rozpraszający (ang. distributional drift), dla frakcji dominujących młodocianych stadiów rozwojowych, które morfofizjologicznymi cechami przystosowane

są do unoszenia się w wodzie. Największe jednak emocje budził tak zwany dryf behawioralny (ang. behavioral drift), czyli wzmoczona migracja organizmów bezkręgowców, zwłaszcza tych o dużych wymiarach, głównie nocą. Jak się okazało, czynnikiem proksymalnym, a więc bezpośrednio wywołującym to zjawisko, jest zmiana natężenia światła. Nocą starsze (większe) stadia rozwojowe zwiększają aktywność poszukując przede wszystkim bogatych zasobów pokarmowych; w wyniku nasilonej konkurencji wewnątrz- i międzygatunkowej o ten i inne atrybuty środowiska, czynnie lub biernie opuszczają swoje dotychczasowe siedlisko *via* dryft. Na pytanie o czynnik ultymatywny większość badaczy skłania się ku pogładowi, iż nocna aktywność dużych (atrakcyjnych dla ryb) bezkręgowców jest unikaniem drapieżnictwa ze strony tych ryb, które przy lokalizacji ofiar posługują się wzrokiem. Ale i w nocy nie mają one bezpiecznego życia. Przyczyniają się do tego inni drapieżcy, zarówno bezkręgowi, jak i kręgowi, którzy do postrzegania ofiar wykorzystują mechano- i chemoreceptory. Nie należy zapominać, że migracje w toni wodnej to nie tylko wynik interakcji międzygatunkowych, ale także efekt zmiany skłonności do dryfu w różnych okresach rozwoju osobniczego poszczególnych taksonów (BRITTAİN i EIKELAND 1988).

Mimo tego ciągłego przemieszczania, zarówno biernego jak i czynnego, w dół rzeki, w warunkach umiarkowanych zakłóceń nie następuje częściowe czy całkowite „wyludnienie” dna – zagęszczenie bentofauny utrzymuje się jednak na pewnym poziomie. Jest to tak zwany paradoks dryfu (HERSHEY i współaut. 1993, ANHOLT 1995). Ten paradoks próbują wyjaśnić trzy hipotezy. Głównym założeniem produkcyjno-kompensacyjnego modelu, zaproponowanego przez WATERSA (1981) jest wykorzystywanie dryfujących zwierząt przez konsumentów wyższych poziomów troficznych. Jego zdaniem fauna unoszona reprezentuje nadmiar produkcji w stosunku do pojemności środowiska. Według tego badacza dryf powinien być skorelowany z zagęszczeniem – jeżeli zagęszczenie zbliża się do wydolności środowiska lub ją przekracza, a

zasoby pokarmowe się wyczerpują, to dryf powinien wzrastać.

Inna jeszcze hipoteza, cykl kolonizacyjny MÜLLERA (1954), interpretuje dryf jako ciągłe przemieszczanie się larw w dół strumienia, prawdopodobnie w reakcji na przegęszczenie. Zubożeniu fauny dennej zapobiegają kompensacyjne loty dorosłych samic, składających jaja w górze strumienia. W związku ze znacznie niższym wyjściowym zagęszczeniem, a więc i wyższym wskaźnikiem urodzin, wyższą przeżywalnością oraz słabszą konkurencją o zasoby, także pokarmowe, środowiska oraz szybszym wzrostem kolonizatorów, wystarczy wylot kilku dorosłych samic (owady wodne wytwarzają dużo jaj, ich złoża zawierają od kilkudziesięciu sztuk do kilku tysięcy jaj), aby uzupełnić straty w górnym odcinku strumienia.

Jest jeszcze jedna mechanistyczna interpretacja zachowań osobników w kategoriach zysków i strat ponoszonych przez osobnika w zależności od tego czy dryfuje czy też nie. Kompromisowe rozwiązanie między wędrówkami behawioralnymi w poszukiwaniu zasobów pokarmowych i jednocześnie przeżyciem (unikaniem drapieżnictwa ze strony bezkręgowców i kręgowców, które dla lokalizacji ofiar posługują się różnymi receptorami) może prowadzić do specyficznej dla gatunku i stanowisk różnorodności w skłonności do nocnego dryfowania.

Zdaniem wielu hydrobiologów, słabością cyklu kolonizacyjnego jest słabe udokumentowanie zarówno przemieszczenia się populacji (larw) w dół cieku, jak i lotów samic w górę strumienia. Z kolei słabością modelu produkcyjno-kompensacyjnego jest brak zależności między zagęszczeniem bentofauny a ilością znoszonych zwierząt. Obecnie większość hydrobiologów skłania się ku trzeciej koncepcji.

Ta różnorodność czynników determinujących „wejście” w dryf, w połączeniu ze słabo poznany zjawiskiem wędrówek larw owadów i skrupiaków w górę cieku, częściowo rekompensującym spływ z prądem wody (SÖDERSTRÖM 1987) przyczynia się do uzyskania nie zawsze czytelnego a zarazem łatwego do interpretacji obrazu wędrówek bezkręgowców w rzekach.

PARADOKS PLANKTONU

Elton (1927, patrz KREBS 1996) niszę ekologiczną zdefiniował następująco: „nisza zwierzęcia oznacza jego miejsce w środowisku bio-

tycznym, jego związki z pokarmem i wrogami naturalnymi”, czyli określił niszę jako funkcję gatunku w biocenozie. Nisza podstawowa

(ang. fundamental niche) jest wielowymiarową przestrzenią, w której żyje gatunek. Aby uczynić bardziej precyzyjną koncepcję niszy WHITTAKER i współaut. (1973) zaproponowali następujące rozumienie terminów: nisza ekologiczna to rola organizmu w biocenozie, a siedlisko to zakres (zasięg) środowisk, w którym dany gatunek występuje. Z koncepcją niszy wiąże się zasada konkurencyjnego wyparcia, w której HARDIN (1960) podkreślał, że „identyczni ekologicznie konkurenci nie mogą współwystępować”. Ale... ta zasada stała w sprzeczności z wieloma terenowymi obserwacjami o współwystępowaniu blisko spokrewnionych gatunków w jednym siedlisku; dotyczy to rozmaitych zespołów. Bardzo spektakularne jest współwystępowanie licznych gatunków glonów nawet w małej próbce wody – a więc wykorzystujących tę samą pulę substancji pokarmowych i fotosyntetyzujących w środowisku strukturalnie względnie jednorodnym. HUTCHINSON (1961) określił sprzeczność między zasadą konkurencyjnego wyparcia a obserwowaną różnorodnością gatunków fitoplanktonu jako paradoks planktonowy. Jednakże tego paradoksu nie potraktował jako wyjątek od ogólnej panującej zasady konkurencyjnego wyparcia. Poszczególne gatunki o podobnych wyma-

ganiach i podobnych zdolnościach do ich zaspokajania mogą nawet długotrwale koegzystować, zyskując zmienną przewagę dzięki niestabilności środowiska, w którym żyją. Sezonowe zmiany w wodach jeziornych czy morskich pojawiają się szybciej zanim zacznie działać zasada konkurencyjnego wyparcia. Należy podkreślić, iż właśnie w oparciu o eksperymenty na organizmach planktonowych stworzony został pierwszy mechanistyczny, wielowymiarowy model konkurencji o więcej niż jeden rekwizyt środowiska (Tilman 1982, patrz LAMPERT i SOMMER 1996).

Kontrowersje wokół koncepcji niszy zaowocowały wieloma badaniami nad populacjami zwierząt oraz roślin, zwłaszcza uprawnych. Wykazały one, że konkurencja międzygatunkowa jest zjawiskiem bardzo częstym i wpływa istotnie na parametry populacyjne konkurujących gatunków. Warto w tym miejscu przytoczyć treść hipotezy umiarkowanych zakłóceń (CONNELL 1978) – największe prawdopodobieństwo koegzystencji konkurujących gatunków powinno następować w warunkach umiarkowanej częstotliwości zakłóceń. Bliżej zainteresowanych tym zagadnieniem odsyłam do podręczników ekologii, których kilka bardzo interesujących wydano ostatnio w Polsce.

SIECI TROFICZNE

Intensyfikacja badań produktywności ekosystemów i bioenergetyki organizmów w latach 60. i 70. ubiegłego wieku, czyli w okresie działania Międzynarodowego Programu Biologicznego (IBP), zbiegła się z troską o wyżywienie ludzkości. I chociaż badania te nie przyczyniły się do zlikwidowania zagrożeń (głodu), to jednak spowodowały intensywny rozwój ekologii. Trend przyspieszonego rozwoju tej gałęzi wiedzy można było zaobserwować także w naszym kraju (WEINER 1999, 2000). Obecnie preferowany jest rozwój ekohydrologii, w której również zwraca się uwagę na produktywność ekologiczną. Zadaniem ekohydrologii jest wyjaśnienie przebiegu i powiązań procesów ekologicznych i hydrologicznych w skali zlewni, rozpatrywanej wraz z systemem rzeczny jako Platoński „superorganizm”. W powyższym podejściu kładziony jest szczególny nacisk na badania nad kontrolą procesów krążenia wody, przetwarzania i obiegu materii w skali ekosystemu i krajobrazu. Zrozumienie i wykorzystanie tych zjawisk w praktyce (biotechnologie

ekosystemowe) powinny umożliwić między innymi podtrzymanie bioróżnorodności, produktywności ekologicznej, ograniczenie tak zwanego wtórnego zanieczyszczenia i rekultywację zeutrofizowanych zbiorników wodnych (ZALEWSKI 2000).

Paradoks ALLENA (1951) dotyczy pewnego wycinka sieci troficznych, czyli wtórnej produkcji ekologicznej. Jest on wynikiem badań nad *Salmo trutta* i ich bazą pokarmową w rzece Horokiwi w Nowej Zelandii. Paradoks ten w zasadzie dotyczył oceny konsumpcji ryb, która wielokrotnie przekraczała produkcję bezkręgowców zjadanych przez ryby w danym czasie w tym strumieniu; świadczy on zatem o nieodpowiednim oszacowaniu albo konsumpcji albo zasobów pokarmowych lub obu tych parametrów równocześnie.

Jak wiadomo wtórna produkcja zwierzęca (P) wytworzona w określonej jednostce czasu (WATERS 1977, 1979, 1988; MORGAN i współaut. 1980; MANN i PENCZAK 1986) jest głównie warunkowana przez: (i) rodzaj

podłoża kształtowany przez geologię, geomorfologię i hydrologię, (ii) temperaturę, która oddziałuje na szybkość wzrostu, czyli długość larwalnego rozwoju (ang. cohort production interval – CPI), (iii) ilość i jakość pokarmu determinującego biomasę (B) oraz wskaźnik intensywności produkcji (P:B), w tym także CPI, (iv) biologiczne interakcje takie jak konkurencja czy drapieżnictwo (BENKE i współaut. 1988).

Owady należą do najliczniejszych grup bentosu w rzekach, ale w piśmiennictwie istnieje nieproporcjonalnie mało danych o ich produkcji. Uwaga ta odnosi się przede wszystkim do drobnych muchówek ochotkowatych (Chironomidae), współdominujących w zgrupowaniu bezkręgowców w strumieniach i rzekach. Wydaje się, że przyczyna istnienia nielicznych tylko informacji na ten temat tkwi w: (i) bardzo silnym taksonomicznym zróżnicowaniu tych owadów, przy trudnej identyfikacji do gatunku, a często nawet rodzaju oraz (ii) bardzo szybkim i asynchronicznym rozwoju wielu gatunków tej grupy, powodującym trudności w ustaleniu liczby pokoleń badanych organizmów w ciągu roku czyli CPI. I może na tej właśnie grupie owadów warto prześledzić „pułapki” czyhające na badacza próbującego oszacować ich produkcję.

Spośród kilku metod używanych do szacowania produkcji wtórnej larw owadów najczęściej (choć nie tylko) stosowana jest metoda HYNESA i COLEMAN (1968; metoda rozkładu frekwencji rozmiarów, ang. size-frequency method, SFM) z modyfikacjami wprowadzonymi przez HAMILTONA (1969) i BENKE (1979). Jednym z podstawowych parametrów, koniecznych do właściwej oceny produkcji jest ustalenie CPI. Jest to zadanie łatwe dla organizmów, których biologia jest dobrze znana, a liczba pokoleń łatwa do określenia, natomiast bardzo trudne w przypadku drobnych owadów o asynchronicznym rozwoju, których czas trwania jednej generacji może zamknąć się w ciągu kilku-kilkunastu dni. Należy podkreślić, że dla niewielu tylko gatunków tych wyznaczono, na podstawie hodowli prowadzonych w laboratorium, często połączonych z terenowymi obserwacjami, równania do określenia czasu ich larwalnego rozwoju, których głównym estymatorem była temperatura wody (KONSTANTINOV 1958a, b; MACKAY 1977; GREY 1981). Wyznaczona w oparciu o te równania liczba pokoleń Chironomidae może dochodzić do kilkudziesięciu w ciągu roku. Z kolei inni ekolodzy, opie-

rając się na standardowo pobieranych próbach (raz w miesiącu), analizują wymiary larw ustalając na tej podstawie liczbę generacji w ciągu roku. W takich przypadkach wartość P:B rzadko przekracza wartość 10 lub 15 (a więc wielokrotność wartości 5 przewidywanej dla jednego pokolenia owadów; WATERS 1979). W klimacie umiarkowanym, w przypadku dużych form; o długim czasie rozwoju, oba podejścia metodyczne dają zbliżone wyniki; z reguły najłatwiejsza jest analiza danych generacji zimowych (PINDER i CLARE 1978). Sytuacja komplikuje się przy bardzo drobnych formach Chironomidae, zwłaszcza Orthocladinae i Tanytarsini, przy podwyższonej temperaturze wody wiosną i latem. Zdaniem wielu ekologów drugi sposób powoduje zbyt niskie oszacowanie produkcji bezkręgowców i, być może, stanowi główne źródło „paradoksu Allena” (ALLEN 1951, WATERS 1988, BERG i HALLENTHAL 1991). Z kolei podstawowym zarzutem stawianym szacowaniu CPI na podstawie równań wyznaczonych w oparciu o laboratoryjne hodowle jest ich niska realność dla konkretnych warunków środowiskowych, a także uśrednianie tempa wzrostu larw w cyklu rocznym. Wobec tak rozbieżnych opinii najlepszym rozwiązaniem byłoby zweryfikowanie wiarygodności uzyskanych wyników przy użyciu jeszcze innej metody. Stosunkowo prosta możliwość pojawiła się po zaproponowaniu przez HURYNA i WALLACE (2000) praktycznego rozwiązania umożliwiającego zastosowanie chwilowego tempa wzrostu (ang. instantaneous growth rate, IGR; WATERS 1977) dla szybko rosnących owadów i szacowanie ich produkcji w połączeniu z takimi danymi jak temperatura wody i biomasa. Metoda ta (*in situ*) polega na umieszczeniu larw wszystkich taksonów z jednej rodziny muchówek (np. Simuliidae, czy Chironomidae) – ale w różnych klasach długości oddzielnie, w specjalnych komorach; pobrane losowo osobniki reprezentują najliczniejsze, w chwili badań, klasy długości. Po okresie inkubacji od 7 do 14 dni w rzece larwy są ponownie ważone oraz mierzone celem określenia dobowej szybkości wzrostu; badania takie są powtarzane kilka razy w roku. I ta metoda nie jest pozbawiona pewnych wad; po pierwsze warunki w takich komorach i naturalnych siedliskach mogą się znacznie różnić, ale jeden, bardzo istotny, parametr jest identyczny – temperatura wody. Drugie zastrzeżenie dotyczy też uśredniania, ale nie CPI (jak w SFM), tyl-

ko tempa wzrostu larw wszystkich gatunków łącznie z danej rodziny czy podrodziny.

W pierwszej kolejności poddano weryfikacji produkcje Simuliidae; podobne badania, po wprowadzeniu pewnych modyfikacji do tej metody, przeprowadzono również na Chironomidae (HAUER i BENKE 1991). Wysoka szybkość wzrostu Chironomidae w rzece Ogechee (południe USA, średnia roczna temperatura wody około 20°C) pozwoliła oszacować P:B dla Chironomini na 222, a Tanytarsini na 182; uzyskane wartości są więc najwyższymi, jakie kiedykolwiek zarejestrowano opierając się na danych terenowych, a wyższe jeszcze niż uzyskane na podstawie laboratoryjnie wyznaczonych wartości CPI do metody SFM (BENKE i współaut. 1984). Tak więc bioenergetyczna rola Chironomidae w sieci troficznej jest wyższa niż się ją przewiduje na podstawie procentowego udziału tych owadów w całkowitej biomasy bentofauny (BENKE 1998).

Te, może zanadto szczegółowo przedstawione, zawiłości metodyczne dotyczą tylko jednej z grup bezkręgowców bentosowych, a przecież do pełnej oceny zasobów pokarmowych konieczne jest oszacowanie zarówno

produkcji wtórnej wielu grup zarówno bezkręgowców, jak i kręgowców, oraz produkcji pierwotnej (glonów i makrofitów), czy wreszcie cząsteczkowej materii organicznej (POM), allochtonicznego i autochtonicznego pochodzenia. Taka procedura wymaga zastosowania różnorodnych metod, co na pewno przyczynia się do zwiększenia błędów oceny zasobów pokarmowych.

Próbie rozwiązania „paradoksu Allena” podjęto dla kilku rzek, łagodząc w efekcie dysproporcje między konsumpcją i produkcją. Analizy takiej dokonano także na dwóch stanowiskach Warty rozdzielonych zbiornikiem Jeziorisko (PENCZAK i współaut. 1996). W tym przypadku niedoszacowanie (zbyt niską produkcję) stwierdzono tylko dla niektórych grup bezkręgowców, takich jak Baetidae czy Trichoptera. Za prawdopodobną przyczynę zbyt niskiej produkcji tych grup uznano pominięcie siedlisk preferowanych przez te owady podczas zbierania prób lub /i migrację ryb na znacznie dłuższym odcinku niż badana powierzchnia dna celem określenia zasobów pokarmowych (parametrów populacyjnych bezkręgowców bentonicznych).

A FEW REMARKS ABOUT PARADOXES IN HYDROBIOLOGY

S u m m a r y

The hydrobiological literature abounds in phenomena that are difficult to explain at the present state of knowledge. They have been named paradoxes; among them the most frequently discussed of which are the drift, plankton and Allen paradoxes. The first concerns the lack of noticeable losses in benthos density in upper stream sections despite continuous movement of invertebrates downstream with river current. These migrations are caused by both active swimming of animals towards the current, for example while escaping before predators, and passive floating downstream with water current. The second paradox concerns plankton, i.e. the occurrence of a very

high number of alga species, even in a small drop of water, which contradicts the competitive exclusion principle, that of one species in one niche. Finally, the Allen paradox: the term describes consumption that many times exceeds the production of food resources, which was recorded in attempts to estimate fish consumption and food production, mainly of invertebrates, in a stream in New Zealand. This paradox testifies to imprecision of estimates of consumption or production of food resources, or both these parameters simultaneously. The author points out the main problems related with each of these paradoxes.

PIŚMIENNICTWO

- ALLAN J. D., 1998. *Ekologia Wód Płynących*. PWN, Warszawa.
- ALLEN K. R., 1951. *The Horokiwi Stream: a study of trout population*. N.Z. Marine Dept. Fish. Bull., 10, 1-238.
- ANHOLT B. R., 1995. *Density dependence resolves the stream drift paradox*. Ecology 76, 2235-2239.
- BENKE A. C., 1979. *A modification of the Hynes method for estimating secondary production with particular significance for multivoltine populations*. Limnol. Oceanogr. 24, 168-171.
- BENKE A. C., 1998. *Production dynamics of riverine chironomids: extremely high biomass turnover rates of primary consumers*. Ecology 79, 899-910.
- BENKE A. C., VAN ARSDALL T. C., GILLESPIE D. M., PARRISH F. K., 1984. *Invertebrate productivity in a subtropical blackwater river: the importance of habitat and life history*. Ecol. Monogr., 54 25-63.
- BENKE A. C., HALL C. A. S., HAWKINS C. P., LOVE-MCCONNELL R. H., STANFORD J. A., SUBERKROPP K., WARD J. V., 1988. *Bioenergetic considerations in the analysis*

- of stream ecosystems. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 7, 480–502.
- BERG M. B., HELLENTAL R. A., 1991. *Secondary production of Chironomidae (Diptera) in a north temperate stream.* *Freshwat. Biol.* 25, 497–505.
- BRITAIN J. E., EIKELAND T. J., 1988. *Invertebrate drift – review.* *Hydrobiologia* 166, 77–93.
- CONNELL J. H., 1978. *Diversity in tropical rain-forest and coral reefs.* *Science* 199, 1302–1310.
- ELLIOTT J. M., 1967. *Invertebrate drift in a Dartmoor stream.* *Arch. Hydrobiol.* 63, 202–237.
- ELLIOTT J. M., 1970. *Diel changes in an invertebrate drift and the food of trout *Salmo trutta* L.* *J. Fish. Biol.* 2, 161–165.
- GRAY L. J., 1981. *Species composition and life histories of aquatic insects in lowland Sonoran desert stream.* *Am. Midl. Nat.* 106, 229–242.
- HAMILTON A. L., 1969. *On estimating annual production.* *Limnol. Oceanogr.* 14, 771–782.
- HARDIN G., 1960. *The competitive exclusion principle.* *Science* 131, 1292–1297.
- HAUER F. R., BENKE A. C., 1991. *Rapid growth of snag-dwelling chironomids in a blackwater river: the influence of temperature and discharge.* *J. N. Am. Benthol. Soc.* 10, 154–164.
- HERSHEY A. E., PASTOR J., PETERSON J., KLING W. G., 1993. *Stable isotopes resolve the drift paradox for *Baetis mayflies* in an arctic river.* *Ecology* 74, 2315–2325.
- HURYN A. D., WALLACE J. B., 2000. *Life history and production of stream insects.* *Annu. Rev. Entomol.* 45, 83–110.
- HUTCHINSON G. E., 1961. *The paradox of the plankton.* *Am. Nat.* 95, 137–146.
- HYNES H. B. N., COLEMAN M. J., 1968. *A simple method of assessing the annual production of stream benthos.* *Limnol. Oceanogr.* 13, 569–573.
- KONSTANTINOV A. S., 1958a. *Biologija chironomid i ich razwedene.* *Trudy Saratov. Otd. Kasp. Fil.* 5, 1–363.
- KONSTANTINOV A. S., 1958b. *Wlijanie temperatury na skorost' rosta i razwitija licinok chironomid.* *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 120, 1362–1365.
- KREBS C. J., 1996. *Ekologia. Eksperymentalna Analiza Rozmieszczenia i Liczebności.* PWN, Warszawa.
- LAMPERT W., SOMMER U., 1996. *Ekologia Wód Płynących.* PWN, Warszawa, 390.
- MACKEY A. P., 1977. *Growth and development of larval Chironomidae.* *Oikos* 28, 270–275.
- MANN R. H. K., PENCZAK T., 1986. *Fish production in rivers: a review.* *Pol. Arch. Hydrobiol.* 33, 233–247.
- MORGAN N.C., BACKILE T., BRETSCHKO G., DUNCAN A., HILLBRICHT-ILKOWSKA A., KAJAK Z., KITCHELL J., LARSON P., LEVEQUE C., NAUVERCK A., SCHIEMER F., THORPE J., 1980. *Secondary production. [W:] The functioning of freshwater ecosystems.* LE CREN E. D., LOWE-MCCONNELL R. H. (red). Cambridge University Press, Cambridge, England, 247–307.
- MÜLLER K., 1954. *Investigations on the organic drift in north Swedish streams.* *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 35, 133–148.
- MÜLLER K., 1973. *Life cycles of stream insects.* *Aquilo, Ser. Zool.* 14, 105–112.
- PENCZAK T., GRZYBKOWSKA M., GALICKA W., 1996. *Fish-benthos production relationships in large alluvial rivers: Allen paradox.* *Pol. Arch. Hydrobiol.* 43, 257–272.
- PINDER L. C. V., CLARE P. C., 1978. *The life history and production of *Rheotanytarsus curtistylus* on a small stream in Southern England.* *Acta Univ. Carolinae - Biol.* 163–170.
- SÖDERSTRÖM O., 1987. *Upstream movements of invertebrates in running waters – a review.* *Arch. Hydrobiol.* 111, 197–208.
- WATERS T. F., 1965. *Interpretation of invertebrate drift in streams.* *Ecology* 46, 327–334.
- WATERS T. F., 1972. *The drift of stream insects.* *Ann. Rev. Ent.* 17, 253–272.
- WATERS T. F., 1977. *Secondary production in inland waters.* *Advan. Ecol. Res.* 10, 91–164.
- WATERS T. F., 1979. *Influence of benthos life history upon the estimation of secondary production.* *J. Fish. Res. Board Can.* 36, 1425–1430.
- WATERS T. F., 1981. *Seasonal patterns in production and drift of *Gammarus pseudolimnaeus* in Valley Creek, Minnesota.* *Ecology* 62, 1458–1466.
- WATERS T. F., 1988. *Fish production – benthos production relationships in trout streams.* *Pol. Arch. Hydrobiol.* 35, 545–561.
- WEINER J., 1999. *Życie i Ewolucja Biosfery. Podręcznik Ekologii Ogólnej.* PWN, Warszawa.
- WEINER J., 2000. *Dziesięć hipotez na temat stanu i kierunków rozwoju ekologii w Polsce.* *Kosmos* 49, 211–227.
- WHITTAKER R.H., LEVIN S.A., ROOT R.B., 1973. *Niche, habitat and ecotope.* *Am. Nat.* 107, 321–338.
- ZALEWSKI M., 2000. *Strategia wyprzedzania jako maksymalizacja szans rozwoju nauk ekologicznych w Polsce w warunkach postępującej globalizacji.* *Kosmos* 49, 263–274.